©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Produktivität und Überlebensstrategien von Pflanzen und Pflanzenbeständen im Hochgebirge

Bericht über pflanzenökologische Forschungsprojekte des Instituts für Allgemeine Botanik der Universität Innsbruck (1966–1976)

Von W. LARCHER, Innsbruck

(Vorgelegt in der Sitzung der math.-naturw. Klasse am 11. November 1977)

Keine Landschaftsform der Erde bietet dem Pflanzenökologen so vielseitige Forschungsmöglichkeiten wie das Gebirge: Von den Talniederungen bis in die höchsten Regionen baut sich eine Serie bezeichnender Vegetationsstufen auf. Dieser Höhenstufenfolge in der Vegetation liegt ein gesetzmäßiger Wandel der Umweltbedingungen mit dem Höhersteigen zugrunde. Innerhalb der gleichen Höhenstufe bewirkt das Geländerelief zusätzliche klein- und kleinsträumige klimatische und edaphische Unterschiede und dadurch auffällige, ökologisch bedingte Verteilungsmuster der Vegetation, die so zum Zeiger für Umweltbedingungen und Umweltbelastungen wird.

Zwei Besonderheiten kennzeichnen Gebirgsökosysteme (LARCHER, 1967, 1970, 1975a):

1. *Die dominierende Bedeutung und damit die produktions-, wachstums- und verbreitungsbegrenzende Wirkung des mit zunehmender Höhe immer ungünstigeren Klimas.*

Gebirgsökosysteme sind einer lebensfeindlichen Umwelt ausgeliefert. Sie können nur bestehen, wenn sich sowohl die einzelnen Arten als auch die Wechselbeziehungen zwischen den verschiedenen Organismen den besonderen Lebensbedingungen angepaßt haben. Dabei müssen die Ansprüche an die Umwelt möglichst gut auf die örtlichen Gegebenheiten abgestimmt sein und alle Entwicklungsstadien der klimatischen Beanspruchung gewachsen sein. Ökosystemanalyse im Gebirge wird wie überall von der Produktionsökologie ausgehen, sie darf sich aber nicht darauf beschränken, sondern muß auch die Überlebensstrategien der Pflanzen und Tiere einbeziehen und durch reproduktionsökologische Beobachtungen und Versuche Einblick in die Möglichkeiten und Grenzen der Fortpflanzung und Verbreitung der verschiedenen Arten gewinnen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

2. *Die Vielfalt der Lebensräume und Lebensgemeinschaften auf engem Raum*

Der kleinräumige Wechsel der Umweltbedingungen und des Pflanzenbewuchses bietet vor allem der komparatistischen Forschung großartige Ansätze. Die Untersuchung kontrastierender Standorte erleichtert die kausalanalytische Aufklärung ökologischer Beobachtungen. Methodisch ergeben sich hingegen im Gebirge gerade durch die Variabilität der Standorte zusätzliche Schwierigkeiten. Man wird daher zunächst einfachere Fragestellungen bearbeiten müssen und dann erst unter Ausnützung der gewonnenen Erfahrungen zu größerer Komplexität fortschreiten können. Um der kleinräumigen und kurzfristigen Wechselhaftigkeit der Umweltbedingungen gerecht zu werden, hat es sich als günstig erwiesen, Intensivmessungen an gut instrumentierten, stabilen Registrierstationen mit Ausweitungsmessungen mit einfacheren, dafür beweglichen Geräten zu kombinieren (CERNUSCA, 1973). Die stabilen Stationen liefern fortlaufend Daten für besonders repräsentative Meßplätze und geben ein detailliertes Bild der Lebensbedingungen und ausgewählter Lebensfunktionen über einen längeren Zeitraum, möglichst über mehrere Jahre. Die mobilen Vergleichsmessungen erfolgen kurzzeitig zu phänologisch oder streßökologisch bezeichneten Terminen und bei typischen Witterungssituationen und dienen der Charakterisierung von Mikrostandorten v. a. entlang ökologischer Gradienten sowie der Erfassung bestimmter ökologischer Funktionen von Pflanzenarten mit spezifischem Zeigerwert. Solche Messungen werden häufig händisch ausgeführt (z. B. IR-radiometrische Temperaturmessungen, porometrische Bestimmungen) oder die Datenaufnahme und -speicherung erfolgt durch gut transportable Kompaktstationen.

Aufbauend auf die langjährige Innsbrucker Tradition auf dem Gebiet der experimentellen Pflanzenökologie (PISEK, 1971) und gestützt auf einschlägige methodische Erfahrung wurde 1966 am Institut für Allgemeine Botanik ein breit angelegtes *gebirgsökologisches Forschungsprogramm* in Gang gesetzt. Der unmittelbare Anlaß hiezu war die Mitwirkung am *Internationalen Biologischen Programm* in den Sektionen PT (Productivity of Terrestrial Communities) und PP (Production Processes; photosynthesis and use of solar energy by plants). Die Untersuchungen im Rahmen der Sektion PT sollten das Beobachtungsmaterial für den globalen Vergleich der pflanzlichen Stoffproduktion auf klimatisch ungünstigen Standorten ergeben (Tundra-Biome-Projekt), die Untersuchungen im Rahmen der Sektion PP verfolgten das Ziel, Einblick in die ökophysiologischen Grundlagen der Kohlenstoffbindung und Auskunft über den Grad der photosynthetischen Ausnützung der eingestrahlten Energie an Grenzstandorten im Gebirge oberhalb der Waldgrenze zu bekommen.

Zwei verschiedene *Beobachtungsplätze* wurden vorgesehen: Ein Grenzstandort für Blütenpflanzen in der nivalen Stufe des Hochgebirges und ökologisch bezeichnende Standorte im Bereich der Zwergstrauchheide oberhalb der Waldgrenze.

Das *Gesamtkonzept* war mehrstufig aufgebaut:

„. . . ist beabsichtigt, im Zuge eines langfristigen Projektes im Gebirge oberhalb der Waldgrenze, also unter extremen Standortbedingungen, die Stoffproduktion (Biomassezuwachs und Trockensubstanzzuwachs) und den Grad der photosynthetischen Ausnützung der eingestrahlten Energie durch die Pflanzendecke zu erheben. Ferner sollen an einigen Phanerogamenarten der alpinen und der subnivalen Stufe Photosynthese und Kohlenstoffbilanzen fortlaufend untersucht werden. Ziel dieses Forschungsvorhabens ist, über Möglichkeiten und Grenzen der Stoffproduktion von Pflanzen im Gebirge Aufschluß zu bekommen und den Einfluß der einzelnen Faktoren des Standortklimas, insbesondere der Strahlung, der Temperatur und der Niederschlagsverteilung auf den Produktionsprozeß möglichst genau kennenzulernen.

Im einzelnen ist geplant, an der oberen Höhengrenze des Vorkommens von Samenpflanzen mit den Untersuchungen zu beginnen und von dort aus zu tiefer gelegenen Plätzen vorzudringen. Mit Beginn der Vegetationsperiode 1967 sollen auf repräsentativen Versuchsplätzen zwischen 2500 und 3200 m Meereshöhe im Gebiet der Hochstubaihütte (Ötztaler Masse) Phänologie, Stoffzuwachs und Energieausnützung der offenen Vegetation auf Felsen, Schutt und Moränen und außerdem der CO_2-Gaswechsel typischer Hochgebirgspflanzen (besonders *Ranunculus glacialis*) festgestellt werden. Falls die Witterung in den kommenden Sommern dies zuläßt, ist mit Abschluß dieses ersten Teilprojektes in drei Sommern zu rechnen . " *(Schreiben an das Österreichische Nationalkomitee für das Internationale Biologische Programm an der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, 26. September 1966).*

„. . ist dann beabsichtigt, auch im Bereich der Zwergstrauchheide, der Waldgrenze und in der Niederung entsprechende Untersuchungen vorzunehmen und, falls die personellen und finanziellen Voraussetzungen dafür gegeben sein sollten, auch noch das Standortklima und den CO_2-Gaswechsel im Bereich der auf ihren Energiehaushalt untersuchten Ökosysteme zu erfassen . . " *(Brief an Dr.* R. BIEBL, *Sekretär der math.-naturw. Kl. der ÖAW, 17. Juni 1966).*

„. Ursprünglich war geplant, nach Abschluß der Untersuchungen in der nivalen Vegetationsstufe die Zuwachsmessungen in der alpinen Rasenstufe fortzusetzen und in der Zwergstrauchheide (alpine Tundra) zu Ende zu führen. Im Hinblick auf den großen zeitlichen Aufwand derartiger Beobachtungen und auf den Mangel an geschultem Personal, insbesondere aber im Hinblick auf das schon 1969 in Skandinavien begonnene Tundra-Biome-Programm wurde der Entschluß gefaßt, die alpine Rasenstufe zu überspringen und sofort die Beobachtungen in der Zwergstrauchheide (als untere Begrenzung der alpinen Region und sozusagen als Gegenstück zur nivalen Stufe) aufzunehmen " *(aus dem Leistungsbericht an das Österreichische Nationalkomitee für das IBP an der ÖAW, 10. November 1969).*

Die IBP-Projekte waren ergänzt und erweitert durch *koordinierte Einzelforschungsvorhaben,* die durch den *Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung* unterstützt wurden. Das Projekt 782 „Klimatologische Messungen im Gebirge" wurde 1968 von Dr. A. CERNUSCA übernommen; es hatte die Entwicklung und Erprobung einer mobilen Meß- und Datenerfassungsstation zum Ziel und sollte zur

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Bewältigung des Problems der kleinräumigen Vielfalt von Gebirgsstandorten beitragen. Die Fähigkeit der Gebirgspflanzen, extreme Temperaturbelastungen zu überleben, wurde im Projekt 637 „Temperaturresistenz von Gebirgspflanzen" seit 1967 untersucht.

1. Überlebensstrategien von Blütenpflanzen im Hochgebirge

1.1. *Phänologie, Stoffproduktion, Kohlenstoffhaushalt, Energieausbeute und klimatische Belastung von Blütenpflanzen der Nivalstufe*

Forschungsziel:

Die Untersuchungen sollten vor allem Aufklärung bringen, wie Blütenpflanzen unter den ungünstigen Lebensbedingungen am Rande der Gletscher eine positive Kohlenstoffbilanz aufrecht erhalten können und wie sie an extreme klimatische Belastungen (vor allem durch niedrige Temperatur und Frost während der Vegetationszeit) angepaßt sind. Da in der Nivalstufe die Pflanzen stets vereinzelt wachsen, miteinander also nicht in Konkurrenz treten, müßten ökophysiologische Untersuchungen eine vollständige Auskunft über die Beziehung zwischen Pflanze und Umwelt geben. Der Vergleich von Freilandmessungen mit Laboratoriumsbestimmungen (MOSER, 1965, 1969) sollte außerdem erkennen lassen, wie weitgehend die genetische Reaktionsnorm der verschiedenen Pflanzenarten unter den Gegebenheiten am natürlichen Standort ausgeschöpft und variiert wird. Die Bestimmungen der Biomasse, der Produktivität und der Energieausnützung sollten Datengrundlagen für den Vergleich mit offenen Pflanzenbeständen arktischer Tundren bieten.

Arbeitsgebiet:

Forschungsstation „Hoher Nebelkogel", 3184 m MH; 46°59' N, 11°04' E; Tiroler Zentralalpen zwischen Stubaital und Ötztal. Drei verschieden exponierte Standorte (MOSER, 1967, MOSER, 1973, MOSER et al., 1978). Zusätzliche Untersuchungen in der nivalen und alpinen Stufe im Raum Obergurgl (Ötztal).

Hauptsächlich untersuchte Pflanzen:

Ranunculus glacialis und Rosettenpflanzen der Gattungen *Primula* und *Tanacetum*, krautige Polsterpflanzen der Gattungen *Androsace*, *Cerastium*, *Minuartia*, *Silene* und *Saxifraga*, außerdem *Festuca halleri* und Vergleichsmessungen an Flechten.

Untersuchungsprogramm:

Dauerregistrierung des Makroklimas und des Mikroklimas auf den verschiedenen Pflanzenstandorten; Beobachtung von Vegetationsablauf

und reproduktiven Vorgängen; Bestimmung von Biomassevorrat, Produktivität und Trockensubstanzzuwachs; Feststellung der Dynamik der Stärke- und Fettspeicherung; Bestimmung des Energiegehalts der Pflanzen und der Energieausnützung; kausale Produktivitätsanalyse über Dauerregistrierung des CO_2-Gaswechsels mehrerer Phanerogamenarten; Beobachtung von Frostwirkungen unter Freilandbedingungen.

Konzepterstellung und Koordination: W. LARCHER.

Planung, Errichtung und Betreuung der Station Nebelkogel, Durchführung der Intensivmessungen: W. MOSER.

Anzahl der messend beteiligten Wissenschaftler: 3.

Dauer der Messungen:

Klimaregistrierung und Phänologie 6 Jahre, CO_2-Gaswechselanalyse 2 Jahre im Laboratorium und 3 Jahre am Standort, produktionsökologische Bestimmungen in einem Zeitraum von 6 Jahren.

Wichtigste Ergebnisse:

MOSER (1968, 1970, 1971a, b, 1973); MOSER et al. (1978); BRZOSKA (1971, 1973a, b); ZACHHUBER (1975); ZACHHUBER und LARCHER (1978).

Blütenpflanzen behaupten sich unter den erschwerten Lebensbedingungen im Hochgebirge durch

1. *Rückzug auf mikroklimatisch begünstigte Stellen im Gelände* (windgeschützte Überwärmungsstandorte).
2. *Anpassung des Stoffwechsels an das Standortklima.* Bei den untersuchten Nivalpflanzen, deren Wurzeln nur wenig in den Boden eindringen, ist das Temperaturoptimum der Nettophotosynthese auf jenen Temperaturbereich abgestimmt, der zu ausreichender Bodenerwärmung führt und dadurch genügend Schmelzwasser verfügbar macht. Polsterpflanzen mit langen Pfahlwurzeln haben ein niedrigeres Temperaturoptimum.
3. *Prompte Ausnützung günstiger Witterungssituationen durch den Stoffwechsel.* Auch nach kalter Nacht und sogar nach Nachtfrost bis –5°C setzt die CO_2-Aufnahme am Morgen ohne nennenswerte Verzögerung voll ein, nur bei Bodenfrost wird die CO_2-Aufnahme durch Wassermangel nachwirkend behindert.
4. *Großen Energievorrat durch reichliche Speicherung von Stärke und Fett, gutes Überdauerungsvermögen unter Schnee:* Besonders die unterirdischen Pflanzenteile lagern Reservestoffe mit artabhängig und höhenabhängig charakteristischer Rhythmik. Gespeicherte Kohlenhydrate werden bei ungünstiger Witterung innerhalb weniger Tage mobilisiert, daher treten erhebliche kurzfristige Schwankungen im Kaloriengehalt des Pflanzenmaterials auf. Der durchschnittliche

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Energievorrat der Speicherorgane nimmt in der Regel (bsd. bei fettspeichernden Pflanzen) mit zunehmender Meereshöhe zu. Dies kann in der Nivalstufe vital wichtig sein, wenn Pflanzen wie z. B. *Ranunculus glacialis* nach schneereichen Wintern auch während des Sommers nicht ausapern und daher 18 Monate und länger dauernd schneebedeckt bleiben (MOSER, 1968).

5. *Frühzeitige Anlage der Blüten:* Die meisten Hochgebirgspflanzen bilden ihre Blütenanlagen schon im Jahr vor der Anthese aus. *Primula*-Arten und verschiedene *Saxifraga*-Arten benötigen in rund 2600 m MH 300 bis 390 Tage vom Ansatz der Blütenprimordien bis zum Aufblühen. *Saxifraga aizoides* und *Cerastium uniflorum* können hingegen ihre Blütenentwicklung innerhalb einer Vegetationsperiode abschließen. Bei allen Gebirgspflanzen sind Zeitablauf und Entwicklungsgrad der Blütenbildung besonders stark vom Witterungsablauf abhängig.

1.2. Temperaturresistenz von Gebirgspflanzen

Forschungsziel:

Resistenztests und streßphysiologische Analysen an Gebirgspflanzen mit spezifischer Bindung an thermisch unterschiedlich belastete Biotope (schneearme und schneesichere Standorte, Überhitzungsstandorte) sollten Auskunft über die Widerstandsfähigkeit gegen Frost und Hitze und das Adaptationsverhalten geben. Die Befunde stellen einerseits die Grundlage für die Beurteilung der Gefährdung und Leistungsbehinderung von Hochgebirgspflanzen durch Temperaturstreß dar, andererseits sind sie ein Ansatz zur kausalen Erklärung aktueller und potentieller Verbreitungsgrenzen im Gebirge (LARCHER, 1973).

Arbeitsgebiet:

Probenentnahmen zwischen rund 2000 und 3000 m MH in den Tiroler Zentral- und Kalkalpen. Vergleichsmessungen an Pflanzen aus der Páramostufe der Anden.

Hauptsächlich untersuchte Pflanzen:

Rosettenpflanzen der Gattungen *Ranunculus, Primula, Soldanella, Sempervivum, Senecio,* Stichproben von *Espeletia* (Riesenrosettenpflanze der tropischen Anden), Polsterpflanzen der Gattungen *Saxifraga, Silene* und *Minuartia; Carex firma;* Zwergsträucher (6 Ericaceen und *Dryas octopetala*).

Untersuchungsprogramm:

Laboratoriumsbestimmung der Kälte- und Hitzeresistenz im Jahresverlauf, Beeinflußbarkeit der Resistenz durch Kälte- und Wärmevorbehandlung, Tageslänge und Wasserversorgung; Gefrierpunkt, Kälte- und Hitzegrenze der photosynthetischen CO_2-Aufnahme.

Leitung und Mitwirkung: W. LARCHER.

Anzahl der messend beteiligten Wissenschaftler: 4.

Dauer der Messungen:

Pro Pflanze 2–4 Jahre.

Wichtigste Ergebnisse:

KAINMÜLLER (1975); LARCHER (1975a, b, 1976); LARCHER und WAGNER (1976).

1. Die meisten Zwergsträucher und jene Hochgebirgspflanzen, die auf Standorten ohne sicheren winterlichen Schneeschutz vorkommen, vertragen während ihrer Winterruhe ungeschädigt Temperaturen unter −50° C, *Saxifraga oppositifolia, Minuartia sedoides* und *Silene acaulis* überleben sogar einen Aufenthalt in flüssigem Stickstoff. Arten, die auf schneegeschützten Standorten überwintern, wie *Soldanella alpina* und *S. pusilla* oder *Sempervivum montanum,* erfrieren bereits zwischen −20° C und −30° C.
2. Die Hochgebirgspflanzen sind vor *Schaden durch Sommerfrost* infolge guter Unterkühlbarkeit ihrer Blätter bis wenigstens −5° C geschützt. Außerdem behalten die Sproßachsen verschiedener Arten auch im Sommer eine Kälteresistenz von −10° C bis −20° C bei, so daß nach Frostschädigung des Laubes eine Regeneration aus den resistenteren Teilen möglich ist.
3. Sowohl die Kälteresistenz als auch die Hitzeresistenz der meisten untersuchten Pflanzen ist außerordentlich rasch *thermisch adaptierbar:* innerhalb von Tagesfrist nimmt die Widerstandsfähigkeit bei anwachsender Belastung deutlich meßbar zu. Dieses rasche Anpassungsvermögen scheint ein besonderes Merkmal der Gebirgspflanzen zu sein.
4. *Keine Hitzegefährdung von Pflanzen der subnivalen und nivalen Stufe, jedoch mögliche Hitzebelastung von Felspflanzen* auf strahlungsexponierten Standorten der alpinen Stufe im Hochsommer bei Trockenheit: In rund 2200 m MH konnten an *Dryas octopetala* und *Carex firma* maximale Blattemperaturen bis 48° C gemessen werden, an *Semperivum montanum* bis 54° C. Die Hitzeresistenz dieser Gebirgspflanzen ist soweit ausreichend, daß unmittelbar letale Hitze-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

schädigung von Gebirgspflanzen in den Alpen kaum vorkommen dürfte, jedoch ist zuweilen mit nachhaltiger Störung der Photosynthese zu rechnen.

2. Produktivität, Stoffhaushalt, Energiebilanz und Belastbarkeit der alpinen Zwergstrauchheide

Forschungsziel

Drei Fragestellungen standen im Vordergrund:

Zunächst sollten produktionsökologische Daten für einen globalen Vergleich mit der Vegetation anderer Gebirge, mit nordischen Tundren und atlantischen Heiden gewonnen und außerdem eine Grundlage für später anzuschließende mikrobiologische und zoologische Studien geschaffen werden. Dann sollte versucht werden, das Produktionsverhalten durch ökophysikalische und ökophysiologische Analysen kausal zu erklären. Schließlich sollten Untersuchungen zur Klimaresistenz Unterlagen für die Beurteilung der klimatischen Beanspruchungsfähigkeit der Zwergsträucher und zur Erklärung regelmäßig auftretender Winterschäden bereitstellen. Das Zwergstrauchheiden-Projekt wurde in dieser großen thematischen Breite und Intensität der Bearbeitung angelegt, um jene Vielseitigkeit an Beobachtungs- und Meßdaten zu gewinnen, die für die Erstellung eines Ökosystem-Funktionsmodells und als Entscheidungshilfe für Raumplanung und Landschaftsschutz notwendig sind. Die alpine Stufe ist in den Alpen heute schon eine anthropogen stark gestörte und leicht störbare Landschaftszone, durch den Wintersport und als prospektives Sommererholungsgebiet im Gebirge wird diese Zone künftig noch größeren Belastungen ausgeliefert sein.

Arbeitsgebiet: Patscherkofel bei Innsbruck, 2246 m MH; 47°13'N, 11°20'E; Tiroler Zentralalpen.

Untersuchte Pflanzenbestände

Subalpine Vaccinienheide und dichte, bodendeckende Loiseleuriaheide knapp oberhalb der Waldgrenze in rund 2000 m MH, flechtenreiches offenes Loiseleurio-Cetrarietum am Oberrand des Zwergstrauchgürtels in etwa 2200 m MH (LARCHER et al., 1973 a, 1978).

Hauptsächlich untersuchte Pflanzen

Loiseleuria procumbens, Calluna vulgaris, Arctostaphylos uva ursi, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium vitis idaea, Vaccinium uliginosum, Vaccinium myrtillus.

Untersuchungsprogramm

Makro-, Mikro- und Bioklima, bodenkundliche Aufnahmen und Analysen, Phänologie, Stoffproduktion, Energieausbeute, Strahlungshaushalt, Wärmehaushalt, Kohlenstoffhaushalt, Mineralstoffhaushalt und Wasserhaushalt der Zwergstrauchbestände, Analyse des Bestandeseffekts auf Mikroklima und Austauschvorgänge (Energietransfer, CO_2-Gaswechsel, Transpiration) der Pflanzen im Bestand, chemische Analyse der Phytomasse, ökophysiologische Analyse des Kohlenstoffhaushalts, des Wasserhaushalts und der Klimaresistenz der wichtigsten, bestandbildenden Ericaceenzwergsträucher.

Projektleitung: W. LARCHER

Errichtung der Registrieranlagen, Betreuung der Freilandmessungen, Systemanalyse und Datensynthese: A. CERNUSCA

Anzahl der messend beteiligten Wissenschaftler: 20

Dauer der Messungen

Klimaregistrierungen und phänologische Beobachtungen 7 Jahre, übrige Teilprojekte jeweils 3 Jahre.

Wichtigste Ergebnisse

LARCHER (1978); LARCHER et al. (1973 a, b, 1975); CERNUSCA (1976 a, b); GRABHERR (1977); GRABHERR und CERNUSCA (1977); HUBER (1976); KÖRNER (1976); SCHMIDT (1977).

1. *Der Biomassevorrat und die oberirdische Produktivität* der Bestände im subalpinen, unteren Bereich der Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel entspricht etwa den Verhältnissen in der borealen Zwergstrauchtundra und in atlantischen Heiden, das offene Loiseleurio-Cetrarietum am Oberrand des Zwergstrauchgürtels ist produktionsökologisch mit Zwergstrauchgesellschaften der arktischen Tundra vergleichbar. Die Hälfte bis zwei Drittel der Phytomasse befindet sich unter der Bodenoberfläche. Der Streuvorrat und besonders die Menge an totem, anhaftendem Pflanzenmaterial ist auffallend groß. Im Durchschnitt über drei Beobachtungsjahre konnte eine wesentliche Zu- oder Abnahme des oberirdischen Biomassevorrates nicht festgestellt werden. Die alpinen Zwergstrauchbestände sind also produktionsökologisch stationär. Eine größere Zunahme an oberirdischer Biomasse wird durch Fraß (Wild, Schneehühner, Arthropoden) und durch die regelmäßigen Substanzverluste durch Winterschäden (Abfrieren und Vertrocknen von Pflanzenteilen, die über die Schneedecke hinausragen) verhindert. *Es zeigt sich hier, daß stark streßbelastete Ökosysteme nicht verstanden werden können, wenn nur die üblicherweise analysierten ökologischen*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Funktionen wie Stoffproduktion, Energietransfer, Stoffkreisläufe und Interferenzbeziehungen beachtet werden; in Gebirgsökosystemen müssen immer auch die ökopathologischen Ereignisse genau bekannt sein.

2. In geschlossenen *Zwergstrauchbeständen bildet sich ein Bioklima aus,* das von der Höhe und Dichte des Bestandes und der räumlichen Anordnung der Verzweigungen und Blattflächen in charakteristischer Weise abhängig ist. So ist die Windgeschwindigkeit in den dichten, dem Boden anliegenden Loiseleuriapolstern viel geringer als in Beständen aufrecht wachsender Zwergsträucher (Vaccinienheide, Callunaheide). Aerodynamische Austauschvorgänge sind stark herabgesetzt. Das Bioklima im Inneren von Zwergstrauchbeständen ist daher wärmer und feuchter als das Klima der Außenluft. Besonders begünstigt sind dichte, dem Boden anliegende Loiseleuriabestände.

3. *Das Photosynthesevermögen und die Atmungsaktivität* der alpinen Zwergsträucher sind gut an das standörtliche Bioklima angepaßt: Große Einstrahlungsintensitäten werden noch ausgenützt, die Nettophotosynthese weist ein sehr breites Temperaturoptimum auf, zwischen 10° und 30° spricht sie auf kurzfristige Temperaturschwankungen kaum an, die Kältegrenze der Nettophotosynthese liegt auffällig tief, so daß milde Nachtfröste die CO_2-Aufnahme nicht ernstlich gefährden, die Hitzegrenze wird selbst auf Überhitzungsstandorten nur selten und kurzzeitig überschritten. Auch gegen Wassermangel ist die CO_2-Aufnahmefähigkeit der Zwergsträucher auffallend wenig empfindlich.

4. Alle Ericaceenzwergsträucher *speichern reichlich Fett* und außerdem Stärke. Damit im Zusammenhang steht ein auffallend *hoher Energiegehalt* des Pflanzenmaterials der Zwergstrauchheide (20–25 kJ . g = 5–6 kcal g TS). Bei Bezug auf die Nettoproduktivität der Zwergstrauchbestände und auf das Angebot an photosynthetisch ausnützbarer Strahlung (PhAR) ergibt sich für die Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel ein *Wirkungsgrad der Nettoprimärproduktivität* von durchschnittlich 0,3 % (Loiseleurio-Cetrarietum) bis 0,9 % (Vaccinienheide), bezogen auf die Produktionsperiode; bei Bezug auf das ganze Jahr (inklusiv Winterzeitraum) verringert sich die Effizienz auf 0,1 % bis 0,4 %.

5. Mit einem durchschnittlichen *Aschengehalt* von 1,5 bis 3,5 % der Trockensubstanz ist die Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel eine ausgesprochen aschenarme Pflanzengesellschaft. Der Stickstoffgehalt und der Kaliumgehalt des Pflanzenmaterials ist relativ hoch. Die alpine Zwergstrauchheide gehört also demselben aschenarmen N>Ca/K-

Typus des Mineralstoffhaushalts an wie subarktische und arktische Tundren. Die Remineralisation erfolgt sehr langsam, der gesamte Mineralstoffumsatz ist gering. Durch Windverfrachtung von abgestorbenen Pflanzenteilen und Streu ist mit Entzug von Mineralstoffen und einer Störung des Nährstoffkreislaufs zu rechnen. Andererseits werden Mineralstoffe durch Verwitterung, Flugstaub und Niederschläge zugeführt. *Mineralstoffmangel dürfte in der Zwergstrauchheide auf dem Patscherkofel jedenfalls ein entscheidender produktionsbegrenzender Faktor sein.*

6. Die Zwergsträucher auf dem Patscherkofel leiden *während der Vegetationszeit kaum unter Wassermangel.* Erst über 15 bis 18 bar Xylemsaugspannung bleiben bei *Loiseleuria* und *Calluna* die Spalten geschlossen. Bei ausreichender Wasserversorgung werden Spaltenverengung und gelegentlich auch vollständiger Spaltenschluß durch Lichtmangel, als Frostnachwirkung und bei trockener Luft (40–50 % relative Luftfeuchte) vorübergehend ausgelöst. Besonders empfindlich gegen trockene Luft sind die Spaltapparate von *Loiseleuria,* weniger empfindlich sind jene von *Calluna.* Loiseleuriapflanzen sind durch den dichten Spalierwuchs allerdings so gut gegen den Wind und trockene Luft abgeschirmt, daß sich die hohe spezifische Empfindlichkeit der Spaltapparate bei Pflanzen im Bestand nicht auswirkt. Diese zeigen daher kaum tageszeitliche Änderungen der stomatären Leitfähigkeit. Bei Callunapflanzen, die aufrecht wachsen und dem Angriff des Windes stärker ausgesetzt sind, sinkt hingegen an Schönwettertagen die stomatäre Leitfähigkeit bereits am Vormittag.

Im Winter ist bei allen Zwergsträuchern die Wasserabgabe auf den Betrag der kutikulären Transpiration herabgesetzt: Bei *Loiseleuria* und *Calluna* sind die Spalten von Anfang November bis Ende März unabhängig von den Witterungsbedingungen konstant geschlossen. Der winterliche Spaltenschluß dürfte nicht nur durch die Umweltbedingungen erzwungen, sondern außerdem endogen (hormonell) gesteuert sein. Trotz weitgehender Einschränkung des Wasserverlustes sind während des Winters immer wieder Zwergsträucher mit *gefährlich hohem Wassersättigungsdefizit* anzutreffen (LARCHER 1972). Winterschäden in der Zwergstrauchheide dürften also stellenweise vor allem durch Frosttrocknis verursacht sein.

7. An den ausgedehnten Schäden, die sich in der Zwergstrauchheide nach jedem Winter zeigen, sind sehr wahrscheinlich auch *Erfrierungen* beteiligt. Nach Ergebnissen der Kälteresistenzbestimmungen können die Zwergstraucharten mit weiter Verbreitung in der gemäßigten Zone wie *Calluna vulgaris, Arctostaphylos uva ursi* und *Vaccinium myrtillus* in

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

strengen Wintern, besonders aber bei Kälterückfällen im Frühjahr Schäden erleiden. Völlig frosthart sind dagegen die arktisch-alpinen Arten *Loiseleuria procumbens* und *Vaccinium uliginosum.*

8. Es besteht der Verdacht, daß die Pflanzen oberhalb der Waldgrenze auf dem Patscherkofel auch durch *Schadstoffimmission* aus der Atmosphäre (allenfalls im Zusammenwirken mit der in größerer Meereshöhe intensiveren UV-Strahlung) bei Inversionssituationen mit hochreichender Kaltluftansammlung im Tal vor allem im Herbst und Winter geschädigt werden. Beweisführende Untersuchungen sind noch nachzutragen.

Zusammenfassung

Bericht über Forschungsprojekt, Durchführung und wichtigste Ergebnisse von pflanzenökologischen Untersuchungen an Gebirgspflanzen im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms und von Projekten des Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Phänologie, Stoffproduktion, stoffliche Zusammensetzung, Stoffumsatz, Energiebilanz und Umweltbedingungen wurden in der nivalen Stufe im IBP-Projekt „Hoher Nebelkogel" und in der alpinen Zwergstrauchheide im IBP-Projekt „Zwergstrauchheide Patscherkofel" untersucht. Die Gefährdung von Leben und Leistungsvermögen der Gebirgspflanzen durch Frost und Hitze und das spezifische Streß- und Adaptationsverhalten wurden in flankierenden Resistenzbestimmungen analysiert (Forschungsförderungsprojekt Nr. 637). Zur Erfassung der kleinräumigen Variabilität der Lebensbedingungen im Gebirge wurden geeignete Methoden und Meßeinrichtungen entwickelt und erprobt (Forschungsförderungsprojekt Nr. 782).

Literatur

BRZOSKA, W.: Energiegehalte verschiedener Organe von nivalen Sproßpflanzen im Laufe einer Vegetationsperiode. Photosynthetica 5, 183–189 (1971).

— Dry matter production and energy utilization of high mountain plants in the Austrian Alps. Oecol. Plant 8, 63–70 (1973 a).

— Stoffproduktion und Energiehaushalt von Nivalpflanzen. In: H. ELLENBERG (Hrsg.): Ökosystemforschung. Springer, Berlin – Heidelberg – New York, 225–233 (1973 b).

CERNUSCA, A.: Einsatz mobiler Meßeinrichtungen in der Ökosystemanalyse. In: H. ELLENBERG (Hrsg.): Ökosystemforschung. Springer, Berlin – Heidelberg – New York, 195–201 (1973).

— Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. Oecol. Plant. *11*, 71–102 (1976 a).

— Standörtliche Variabilität in Mikroklima und Energiehaushalt alpiner Zwergstrauchbestände. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, 9–21 (1976 b).

GRABHERR, G.: Der Gaswechsel des immergrünen Zwergstrauchs *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. in Abhängigkeit von Strahlung, Temperatur, Wasserstreß und phänologischem Zustand. Photosynthetica *11*, 302–310 (1977).

GRABHERR, G., CERNUSCA, A.: Influence of radiaton, wind, and temperature on the CO_2-gas exchange of the alpine dwarf shrub community Loiseleurietum cetrariosum. Photosynthetica *11*, 22–28 (1977).

HUBER, F.: Respiratorischer Kohlenstoffverbrauch alpiner Zwergstrauchbestände. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, 31–35 (1976).

KAINMÜLLER, Ch.: Temperaturresistenz von Hochgebirgspflanzen. Anzeiger math.-naturw. Kl., Österr. Akad. Wiss. 1975, 67–75 (1975).

KÖRNER, Ch.: Wasserhaushalt und Spaltenverhalten alpiner Zwergsträucher. Verh. Ges. Ökologie, Wien 1975, 23–30 (1976).

LARCHER, W.: Die Berge – einzigartiges Versuchsfeld der Natur. Jb. Ver. Schutz d. Alpenpflanzen und -tiere *32*, 94–100 (1967).

— Aufgaben und Möglichkeiten ökophysiologischer Forschung. Mitt. Ostalp.-Dinar. Ges. f. Vegkde. *11*, 95–99 (1970).

— Der Wasserhaushalt immergrüner Pflanzen im Winter. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *85*, 315–327 (1972).

— Tundra-Biome-Projekt. Österr. Hochschulzeitung 1973, H. 24, 31 (1973).

— Pflanzenökologische Beobachtungen in der Páramostufe der venezolanischen Anden. Anzeiger math.-naturw. Kl., Österr. Akad. Wiss. 1975, 194–213 (1975 a).

— Adaptation of plants to extreme temperatures by metabolic homeostasis, resistance adjustment, and life cycle timing. Abstr. XII. Int. Bot. Congr. Leningrad, Vol. I, 155 (1975 b).

— Abschlußbericht über das Forschungsförderungsprojekt Nr. 637: „Temperaturresistenz von Gebirgspflanzen" an den Österr. Fonds zur Förderung der wiss. Forschung, 1. 10. 1976.

— Ergebnisse des IBP-Projekts „Zwergstrauchheide Patscherkofel". Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. I, 186. Band, Seite 301 (1978).

LARCHER, W., CERNUSCA, A., SCHMIDT, L.: Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. In: H. ELLENBERG (Hrsg.): Ökosystemforschung. Springer, Berlin – Heidelberg – New York, 175–194 (1973 a).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

LARCHER, W., CERNUSCA, A., SCHMIDT, L., GRABHERR, G., NÖTZEL, E., SMEETS, N.: Mt. Patscherkofel, Austria. Ecol. Bull. (Stockholm) *20*, 125–139 (1975).

LARCHER, W., SCHMIDT, L., TSCHAGER, A.: Starke Fettspeicherung und hoher Kaloriengehalt bei *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. Oecol. Plant. 8, 377–383 (1973 b).

LARCHER, W., WAGNER, J.: Temperaturgrenzen der CO_2-Aufnahme und Temperaturresistenz der Blätter von Gebirgspflanzen im vegetationsaktiven Zustand. Oecol. Plant. *11*, 361–374 (1976).

MOSER, W.: Temperatur- und Lichtabhängigkeit der Photosynthese sowie Frost- und Hitzeresistenz der Blätter von drei Hochgebirgspflanzen *(Ranunculus glacialis, Geum* oder *Sieversia reptans, Oxyria digyna)*. Diss. Innsbruck (1965).

— Einblicke in das Leben von Nivalpflanzen. Jb. Ver. Schutz d. Alpenpflanzen und -tiere, 32, 101–111 (1967).

— Neues von der botanischen Forschungsstation „Hoher Nebelkogel"/Tirol. Jb. Ver. Schutz d. Alpenpflanzen und -tiere, 33, 125–133 (1968).

— Die Photosyntheseleistung von Nivalpflanzen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. *82*, 63–64 (1969).

— Ökophysiologische Untersuchungen an Nivalpflanzen. Mitt. Ostalp.-Dinar. Ges. f. Vegkde. *11*, 121–134 (1970).

— Standortkundliche und ökologische Messungen in der Nivalstufe der Zentralalpen. Ann. Met. N. F. *5*, 269–274 (1971 a).

— Hoher Nebelkogel 3184 m (Austria). IBP-Tundra Biome, Proc. IV Int. Meeting Biol. Prod. Tundra. Leningrad 1971, 266–268 (1971 b).

— Licht, Temperatur und Photosynthese an der Station „Hoher Nebelkogel" (3184 m). In: H. ELLENBERG (Hrsg.): Ökosystemforschung. Springer, Berlin – Heidelberg – New York, 203–223 (1973).

MOSER, W., BRZOSKA, W., ZACHHUBER, K., LARCHER, W.: Ergebnisse des IBP-Projekts „Hoher Nebelkogel" 3184 m. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl., I, 186. Band, Seite 387 (1978).

PISEK, A.: Zur Geschichte der experimentellen Ökologie (besonders des in Innsbruck hiezu geleisteten Beitrages). Ber. Dtsch. Bot. Ges. *84*, 365–379 (1971).

SCHMIDT, L.: Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände. Oecol. Plant. *12*, 195–213 (1977).

ZACHHUBER, K.: Blütenentwicklung, Vegetationsablauf, Speicherverhalten und Kaloriengehalt von *Primula-* und *Saxifraga*-Arten aus verschiedenen Höhenstufen. Dissertation Innsbruck 1975.

ZACHHUBER, K., LARCHER, W.: Energy contents of alpine species of *Saxifraga* and *Primula* depending on their altitudinal distribution. Photosynthetica *12*, im Druck (1978).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 1: *Forschungsstützpunkt Hoher Nebelkogel 3184 m MH.* In der Bildmitte ist das Windstromaggregat zu sehen, links davon Wüthenkarsattel und dahinter der Schrankogel (3500 m MH). Aufnahme: W. MOSER, 5. August 1968. Weitere Abbildungen vom Versuchsgelände bei MOSER (1967, 1968 und 1971 a).